

## Aires disjointes et taxons vicariants chez les Anoures du Cameroun: implications paléoclimatiques

Jean-Louis AMIET

Laboratoire de Zoologie,  
Faculté des Sciences,  
Université de Yaoundé,  
B.P. 812, Yaoundé, Cameroun

The current discontinuities in the distribution areas of numerous orophilous species of Anuran Amphibians in Cameroon are due to the climatic warming up which followed the last cold phase of the Quaternary. During this cold phase, the limits of the vegetation levels went down and communications became possible between mountainous massifs. Taking into account both the climatic requirements of the orobionts and the topography of the Cameroonian territory, the annual mean temperature during the last cold phase can be estimated to have dropped by 3.5 to 4.5° Celsius.

On the other hand, the cases of vicariance which can be detected among various low altitude sylvan Anurans testify to an ancient discontinuity in the humid tropical dense forest, due to a dry and hot phase previous to the cold one.

### INTRODUCTION

Après être restée trop longtemps négligée, l'étude des paléoclimats quaternaires au Cameroun connaît à présent un essor rapide grâce aux investigations entreprises en 1985 par LIVINGSTONE, MALEY et plusieurs autres chercheurs (MALEY, 1985, 1987; MALEY & BRENAC, 1985). Ces recherches, qui s'appuient surtout sur l'étude des pollens, permettront de connaître les modifications subies par la végétation et, par extrapolation, les principales caractéristiques des climats qui se sont succédés sur le territoire camerounais.

L'analyse des aires de répartition de diverses espèces d'Amphibiens Anoures (groupe constituant un matériel biogéographique particulièrement fiable<sup>1</sup>) peut aussi, dans certaines limites, contribuer à la connaissance des paléoclimats de cette région. Comme nous l'avons

---

1. Les Anoures peuvent fournir de meilleures informations biogéographiques que les Oiseaux et les Mammifères, entre autres, pour plusieurs raisons

- hétérothermes, ils dépendent plus étroitement qu'eux du facteur température;
- ils ne disposent d'aucun moyen de propagation rapide à longue distance, ce qui leur rend difficile le franchissement de secteurs défavorables: l'extension de leur aire de distribution est donc étroitement dépendante de celle de leur milieu d'élection;

- dans les formations montagnardes et en forêt planitiaire, la compétition trophique entre les espèces paraît faible (pas de spécialisation alimentaire, abondance des proies disponibles): ce facteur risque moins que chez les Oiseaux ou les Mammifères d'occulter le rôle des facteurs physiques dans la distribution des espèces.

en effet déjà signalé (AMIET, 1975, 1977, 1980), plusieurs cas de disjonction aréale ou de vicariance géographique — qui ressortent avec de plus en plus de netteté au fur et à mesure que progresse la cartographie des espèces (AMIET, 1983b) — témoignent du rôle déterminant joué par les variations paléoclimatiques quaternaires dans la dispersion, et même la différenciation, des espèces. Ces cas permettent aussi, en fonction de ce que nous savons de l'écologie des espèces, de dégager quelques "impératifs paléoclimatiques" qui, nécessairement, ont dû être satisfaits pour que soit assurée leur survivance ou leur extension sous des climats différents de l'actuel.

### LES AIRES DISJOINTES CHEZ LES OROBIONTES CAMEROUNAIS ET LEUR INTERPRÉTATION

Sur les reliefs de la Dorsale camerounaise<sup>2</sup> (voir fig. 1), les cotes d'altitude 900–1000 m représentent pour les Amphibiens Anoures (et pour de nombreux autres animaux et végétaux), une limite écologique importante: c'est en effet à ce niveau que disparaissent de nombreuses espèces planitaires alors qu'apparaissent les espèces orophiles, ou *orobiontes*<sup>3</sup>, dont l'ensemble constitue l'*élément oro-camerounais* (AMIET, 1975).

Si on analyse la distribution verticale de ces orobiontes, on constate que:

(1) Certaines espèces apparaissent vers 900–1000 m puis se raréfient et disparaissent vers 1700–1800 m: *Afrixalus lacteus*, *Arthroleptis* sp. 7 (= *adolphi-friederici* sensu PERRET, 1966), *Astylosternus montanus*, *A. perreti*, *Cardioglossa venusta*, *Leptodactylodon bicolor*, *L. mertensi*, *L. polyacanthus punctiventris*, *Leptopelis m. modestus*, *Petropedetes perreti*, *Phrynobatrachus cricogaster*, *Phrynodon* sp. 1 et sp. 2, *Werneria tandyni*.

(2) D'autres ne descendent guère en-dessous de 1700–1800 m et ont leur optimum au-dessus de 2000 m; sur les Monts Bamboutos elles atteignent pour la plupart 2600 m d'altitude et il est possible qu'elles s'élèvent encore plus haut sur le Mont Okou: *Astylosternus ranoides*, *Cardioglossa oreas*, *C. trifasciata*, *Leptodactylodon axillaris*, *L. erythrogaster*, *L. perreti*, *Phrynobatrachus* sp. 2 et sp. 4, *Werneria bambutensis*, *Wolterstorffina mirei*.

(3) Un troisième groupe enfin comprend des espèces largement répandues au-dessus de 900–1000 m et dont la distribution se superpose plus ou moins à celle des espèces des

2. La Dorsale camerounaise est formée par un ensemble de reliefs qui, dans l'ouest du territoire, se dressent sur une zone de fracture dite "Ligne du Cameroun". D'abord orienté SSW-NNE, cet axe volcano-tectonique débute par les îles d'Annobon, Sao Tomé, Principe et Bioko (= Fernando Po) puis s'incurve, au niveau de l'Adamaoua, vers l'ENE pour se prolonger jusqu'en Ethiopie (CORNACCHIA & DARS, 1983). Dans ce qui suit, nous ne considérerons, sous le nom de Dorsale camerounaise, que la succession de massifs et de hauts plateaux qui vont du Mont Cameroun au sud au Tchabal Mbabo au nord (ce qui exclut les Monts Alantika et Mandara, dont la batrachofaune est d'ailleurs inconnue). Les principaux sommets de la Dorsale s'échelonnent entre 2000 et un peu plus de 4000 m d'altitude (Mont Cameroun: 4095 m). Pour une description plus détaillée de la Dorsale camerounaise, on se reportera à AMIET (1970) et à GOUHIER, NOUGIER & NOUGIER (1974).

3. Il n'existe pas, pour les animaux, de terme équivalent à celui d'orophyte, couramment employé pour les végétaux. Depuis 1963 (AMIET, 1963) nous avons utilisé celui d'orobionte, terme qui présente l'avantage de pouvoir s'appliquer à tout taxon, végétal ou animal, strictement localisé dans un ou plusieurs étages situés au-dessus de l'étage planitaire.

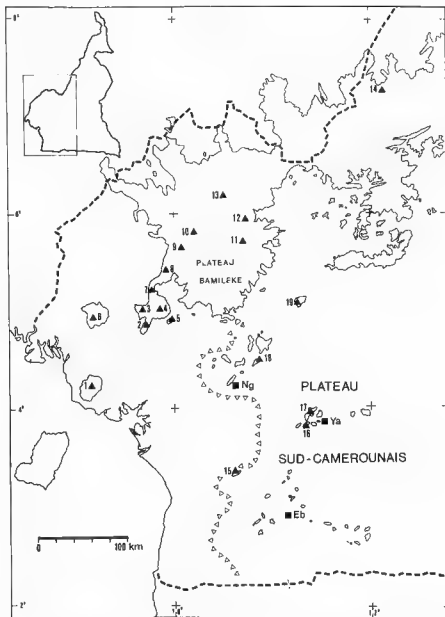


Fig. 1. Carte orographique de la partie sud-ouest du Cameroun. La courbe de niveau figurée est celle de 900 m (limite inférieure extrême des véritables orobiontes). La limite occidentale du Plateau sud-camerounais est approximativement représentée par les triangles clairs. Seuls les massifs mentionnés dans le texte sont reportés sur la carte. (1) Mont Cameroun (4095 m), (2) Mont Koupé (2064 m), (3) Monts Bakossé (1895 m), (4) Mont Manengouba (2411 m), (5) Mont Nlonako (1825 m), (6) Rumpi Hills ou Monts Rumpi (1768 m), (7) Mont Ekomané (1895 m), (8) Mont Ndaamengua (1965 m), (9) Monts Bamboutos (2740 m), (10) Monts de Santa (2621 m), (11) Mont Nkogang (2263 m), (12) Mont Mbam (2335 m), (13) Mont Okou (3011 m), (14) Tchabal Mbabo (2460 m), (15) Collines de Ngovayang (1090 m), (16) Mont Kala (1156 m), (17) Mont Mbam-Minkoum (1295 m), (18) Montagne de Ndom ou Massif de Nkohom (1302 m), (19) Mont Ngolep ou Montagne de Ngorro (1585 m). (Eb) Eboïowa, (Ng) Ngambé, (Ya) Yaoundé.

deux groupes précédents (sans toutefois en général s'élever aussi haut que celles du second): *Astylosternus rheophilus*, *Cardioglossa melanogaster*, *C. pulchra*, *Phrynobatrachus steindachneri*, *P. "werneri"* (probablement mélange d'espèces très semblables sinon jumelles, dont les distributions altitudinales pourraient être différentes).

Même en tenant compte d'inévitables variations locales et de quelques décalages dans les préférendums altitudinaux de certains orobiontes, il y a une nette corrélation entre les niveaux de distribution des Anoures et les étages de végétation reconnus par les phytogéographes, et en particulier par LETOUZEY, qui distingue les étages suivants (LETOUZEY, 1986)<sup>4</sup>.

- *Etage submontagnard*, débutant entre 800 m (dans la partie sud de la Dorsale) et 1200 m (dans la partie nord) et s'étendant jusqu'à 1800-2200 m (sud) ou 1800-2000 m (nord)<sup>5</sup>.

- *Etage afro-montagnard*, s'étendant de 1800-2200 m à 2800-3200 m dans le sud de la Dorsale, et de 1800-2000 m à au moins 2800 m au nord.

- *Etage afro-subalpin*, au-dessus de 2800-3200 m, c'est-à-dire, pratiquement, sur le seul Mont Cameroun, où il atteint le sommet (4095 m).

Pour la batrachofaune, la limite inférieure du submontagnard, c'est-à-dire la limite inférieure de distribution des véritables orobiontes, se situe un peu au-dessus de la limite indiquée par LETOUZEY, entre 900 et 1000 m à peu près. La cote 1000 m semble représenter la limite inférieure d'extension des orobiontes dans les massifs les plus septentrionaux, mais cela devra être vérifié car les données dont nous disposons pour le nord de la Dorsale sont encore insuffisantes.

De même, la limite submontagnard/montagnard, marquée par la raréfaction ou la disparition de plusieurs orobiontes remplacés par d'autres espèces plus alticoles, paraît se situer plus près de la cote 1800 m que des cotes 2000 à 2200 m mentionnées par LETOUZEY.

La concordance entre les limites de distribution verticale de la plupart des Anoures orophiles et celles des étages de végétation reste néanmoins remarquable. Elle confirme, s'il en était besoin, la portée biocénotique fondamentale du concept d'étage (voir à ce sujet

4. Ces données sont empruntées à la Notice de la Carte phytogéographique du Cameroun au 1/500.000 de LETOUZEY (1986).

Le schéma proposé en 1968 par le même auteur (LETOUZEY, 1968) diffère de celui-ci par les points suivants:

(1) limite inférieure de l'étage afro-submontagnard comprise entre 1000 et 1200 m (au lieu de 800 et 1200 m), ce qui nous paraît mieux en accord avec la distribution altitudinale des Anoures;

(2) décalage vers le bas des limites inférieures des étages montagnard et subalpin, ce dernier débutant à partir de 2200-2500 m; dans cette conception, la plupart des grands massifs ont leur sommet dans l'étage subalpin. En ce qui concerne la batrachofaune, il serait peut-être possible (des recherches seront nécessaires sur ce point) de reconnaître un horizon caractérisé par un appauvrissement spécifique (dû à la disparition de diverses espèces répandues à la fois dans les étages submontagnard et montagnard) et un accroissement d'abondance des espèces les plus alticoles; ce niveau pourrait être assimilé aussi bien à un sous-étage supérieur de l'étage montagnard qu'à un afro-subalpin inférieur.

5. Le préfixe sub- ne signifie pas que cet étage soit incomplètement montagnard ou qu'il représente une simple zone de transition. En réalité, les modifications de la faune et de la flore lors du passage de l'étage planitiaire à l'étage submontagnard sont aussi importantes, et peut-être même plus marquées, que lors du passage du submontagnard au montagnard.

OZENDA, 1985 et AMIET, 1963, 1967)<sup>6</sup>. De plus, elle permet de supposer que, pour les Batriaciens (et d'une manière plus générale pour les hétérothermes), la zonation dépend essentiellement du facteur température<sup>7</sup>. En effet, comme le souligne très justement OZENDA (1985), les limites des étages ne traduisent pas des écarts altitudinaux mais des écarts thermiques<sup>8</sup>.

Quelques espèces (une demi-douzaine) ont une aire de répartition centrée sur des massifs montagneux mais peuvent, sur la périphérie de ces derniers, ou même en dehors, se rencontrer à des altitudes modestes (700–800 m, parfois moins) en compagnie d'une faune essentiellement planitiaire: afin de les distinguer clairement des orobiontes au sens strict, nous les avons placées dans un groupe à part, celui des espèces "monticoles" (AMIET, 1975). Le terme de "paramontagnardes" nous semble à présent préférable et sera utilisé ici.

Un corollaire important de ce qui précède est que le morcellement des aires de répartition que nous constatons à présent chez les Anoures orophiles tire son origine de variations passées du régime des températures: un refroidissement climatique a pour effet d'entraîner un abaissement général des limites d'étages, susceptible de permettre les communications entre les massifs, alors qu'un réchauffement entraîne une remontée de celles-ci, se traduisant par des disjonctions plus ou moins profondes des aires des orobiontes et une "insularisation" de leurs populations.

6. HAMILTON (1982), critiquant les déductions faites par divers auteurs — et en particulier MOREAU (1966) — à partir des disjonctions areales chez les espèces de montagne, soutient qu'il n'y a pas de véritable zonation mais au contraire une variation continue de la flore et de la faune. Nous devons donc insister sur le fait que, en ce qui concerne les orobiontes de la Dorsale camerounaise, il est impossible de souscrire à cette opinion. Toutes nos observations montrent en effet que l'apparition des orobiontes, lorsqu'on s'élève en altitude, est un phénomène rapide et quasi simultané pour de nombreuses espèces. Nos recherches sur l'entomofaune de l'étage montagnard guinéo-équatorial du Mont Nimba, en Guinée, nous avaient montré le même phénomène (AMIET, 1963). En fait, lors du passage d'un étage (ou d'un sous-étage) à un autre, ce sont des écosystèmes complets qui se succèdent les uns aux autres. Contrairement à ce qu'avance HAMILTON, les zones de transition (ou de chevauchement) entre étages ne sont pas presque aussi hautes que les étages eux-mêmes: dans la Dorsale camerounaise, les changements d'étage se produisent sur une dénivellation de l'ordre de 200 m, alors que les étages ont une amplitude d'environ 1000 m.

De même, un autre argument proposé par HAMILTON ne nous paraît pas pouvoir être retenu: "...according to MOREAU (1966), zonation is atypical in three important montane areas, the East Usambara, Mt Cameroon and the Angolan Highlands. With such conspicuous exceptions, the idea of a 'normal' zonation becomes less easy to accept". Or MOREAU (1966 : 81) précise que ces anomalies dans la zonation résultent elles-mêmes d'anomalies climatiques dues à la situation géographique particulière des massifs incriminés, ce qui fait que ces exceptions ne font, en fin de compte, que confirmer la règle d'un étagement à déterminisme essentiellement climatique. D'autre part, dans le cas précis du Mont Cameroun, les phénomènes volcaniques récents, comme le signale LETOUZEY (1968), ont pu localement perturber la zonation. De toute façon, une exception limitée à un massif aussi peu étendu que le Mont Cameroun ne saurait remettre en question la généralité d'un phénomène vérifié à l'échelle de la Dorsale camerounaise dans son ensemble (voir aussi la Note 8 ci-dessous).

7 Les peuplements d'Arthropodes terricoles obéissent aux mêmes principes de distribution par étages que la végétation, et ceci aussi bien sur les montagnes d'Europe tempérée (AMIET, 1967) que sur celles d'Afrique de l'Ouest (AMIET, 1963).

8. Sur des montagnes abondamment arrosées comme celles de la Dorsale camerounaise (rappelons que les Monts Mandara et Atlantika ne sont pas inclus dans notre étude), le facteur eau n'intervient que secondairement dans la distribution verticale des espèces, sauf peut-être sur le Mont Cameroun où, au-dessus de 2200 m environ, les précipitations décroissent nettement (SUCHEL, 1972).

Toutefois, dans des secteurs très pluvieux, une nébulosité importante peut entraîner une diminution appréciable de l'insolation et donc des moyennes de température, ce qui se traduira par un abaissement des limites d'étages. Deux faits signalés par D. THOMAS (1985) sur le Mont Cameroun, l'apparition de "montane tree species" à basse altitude sur le versant sud et, plus généralement, l'abaissement à 800 m environ de la limite de la "mid elevation forest" (correspondant à l'étage submontagnard) dans ce massif doivent être imputés à un phénomène de cet ordre. On trouvera dans MALEY (1987) une étude détaillée de ces anomalies de la zonation et de leurs causes.

Si l'on admet que les températures moyennes annuelles décroissent à raison de 0,55°C pour 100 m d'élévation (au sujet du caractère quasi universel de ce gradient, voir le travail cité d'OZENDA) il devient alors possible d'estimer l'abaissement des températures moyennes annuelles lors de phases climatiques plus froides en s'appuyant:

- d'une part sur la limite inférieure actuelle de distribution des Anoures orophiles, donc en fait, pour la plupart d'entre eux, sur les limites inférieures des étages;

- d'autre part sur l'altitude des régions les plus basses qu'ont dû franchir ces Anoures pour passer d'un massif à un autre.

Les exemples suivants permettent d'illustrer ce mode d'estimation des paléotempératures (se reporter à la carte de la fig. 1 pour la localisation des reliefs cités).

#### CAS DES ESPÈCES PARAMONTAGNARDES DU MASSIF DE YAOUNDÉ

A proximité immédiate de Yaoundé, entre les orientations WSW et N, un secteur au relief très accidenté, comprenant des collines et des chaînons aux pentes souvent abruptes, peut être qualifié de "massif de Yaoundé". Plusieurs sommets y dépassent 1000 m, le plus élevé, celui du Mbam-Minkoum, atteignant 1295 m.

Trois espèces paramontagnardes sont connues du massif de Yaoundé: *Werneria preussii mertensiana*, *Wolterstorffina parvipalmata* et *Petropedetes parkeri*.

Les deux premières ne s'aventurent pas en-dessous de 800 m; elles n'ont été observées que sur les Monts Kala et Mbam-Minkoum (AMIET & PERRET, 1969). La troisième descend un peu plus bas (env. 750 m) et existe probablement sur toutes les collines dépassant 1000 m, dans la mesure où elles présentent de grandes parois rocheuses humides (AMIET, 1983a).

Ces 3 espèces sont à présent complètement isolées du reste de leur aire de distribution, constituée surtout par le pourtour de la Dorsale camerounaise, sur ses flancs sud et ouest, et par ses avant-postes (Mont Cameroun, Mont Rumpi: voir ci-après).

La faune batrachologique du massif de Nkohom (dit montagne de Ndom) et des collines de Ngambé n'est pas encore connue mais ces reliefs, dont l'altitude est comparable à celle des collines de Yaoundé, représentent un relais probable entre ces dernières et les hauteurs qui jalonnent le rebord sud du Plateau bamiléké, lui-même partie intégrante de la Dorsale camerounaise. Entre les massifs de Yaoundé et de Nkohom la zone actuellement défavorable aux espèces paramontagnardes (régions situées en-dessous de 750 m d'altitude) atteint une vingtaine de kilomètres à vol d'oiseau, au minimum, et s'abaisse à 300 m environ, le point le plus bas correspondant au fleuve Sanaga.

Le passage des espèces paramontagnardes d'un massif à l'autre implique un abaissement de leur limite inférieure de distribution de l'ordre de 450-500 m, et donc une diminution des températures moyennes annuelles au moins égale à 2,5°C.

#### CAS DES ESPÈCES PARAMONTAGNARDES DU MONT CAMEROUN

La batrachofaune du Mont Cameroun, bien connue depuis les recherches de MERTENS (1938, 1939), ne comprend apparemment pas d'autre orobionte que *Leptopelis m. modestus*

(et peut-être aussi un petit *Arthroleptis* endémique). En revanche, deux espèces paramontagnardes sont communes au-dessus de 800 m sur le versant est, *Werneria preussi* et *Wolterstorffina parvipalmata*.

On les retrouve, avec une riche faune orophile, sur les Monts Rumpi, au nord du Mont Cameroun. Toutefois, les possibilités de communications entre ces deux massifs sont plus difficiles que dans le cas précédent: les points les plus rapprochés où l'altitude atteint 800 m sont distants de près de 60 km et une zone très déprimée, s'abaissant à 60-100 m, les sépare.

Il faut donc supposer une diminution des températures moyennes annuelles de l'ordre de 4,5°C pour que les espèces paramontagnardes aient pu passer d'un massif à l'autre.

#### CAS DES ESPÈCES SUBMONTAGNARDES DES MONTS RUMPI

Situés au nord du Mont Cameroun et à l'ouest du complexe Monts Bakossi - Mont Manengouba - Mont Koupé, les Monts Rumpi (ou Rumpi Hills) constituent un vaste hémicycle ouvert en direction du sud-ouest et culminant au Rata Mount (1768 m).

Les espèces paramontagnardes (P) et submontagnardes suivantes y ont été répertoriées (AMIET, inédit): *Afrivalus lacteus*, *Cardioglossa venusta*, *Leptodactylodon bicolor*, *Phrynobatrachus cricogaster*, *P. werneri*, *Phrynodon* sp. 1 et sp. 2, *Werneria p. mertensiana* (P), *W. tandyi* et *Wolterstorffina parvipalmata* (P).

Le peuplement des Monts Rumpi en espèces submontagnardes a dû se faire à partir du Mont Manengouba, avec les Monts Bakossi comme relais, puisque, on l'a vu, il n'y a pratiquement pas d'orobiontes sur le Mont Cameroun. Si l'on prend 950 m comme limite inférieure de l'étage submontagnard dans cette région, il y a une vingtaine de kilomètres à vol d'oiseau entre les points favorables les plus rapprochés des Monts Bakossi et des Monts Rumpi, réunis par un chaînon ne dépassant guère 300 m d'altitude en son point le plus bas. Pour que les espèces submontagnardes aient pu franchir cet espace, il faut supposer que la limite inférieure de l'étage submontagnard s'est abaissée de 600-700 m, ce qui correspond à une diminution des températures moyennes annuelles de l'ordre de 3,5-4°C.

#### CAS DES ESPÈCES MONTAGNARDES DU MONT MANENGOUBA

Situé sur l'axe de la Dorsale camerounaise, le massif du Mont Manengouba culmine à 2411 m d'altitude.

Si l'on excepte les espèces endémiques (*Cardioglossa trifasciata* et *Leptodactylodon erythrogaster*), le contingent montagnard ne comprend que trois espèces: *Werneria bambutensis*, *Phrynobatrachus* sp. 2 et *Cardioglossa oreas* (cette dernière non signalée dans les publications précédentes: AMIET, 1972, 1975). Par rapport aux massifs centraux, Bamboutos, Santa et Okou, ce contingent est nettement appauvri. Il se trouve actuellement isolé de son foyer principal, centré sur les hauts massifs précités.

Le plus proche, celui des Bamboutos, est relié au Manengouba par une crête où les pointements de l'Ekomané (1895 m) et du Ndaamenguia (1965 m) constituent des relais possibles pour des espèces afro-montagnardes.

Si l'on prend la cote 1700 comme limite inférieure de répartition, ces espèces se heurtent actuellement à deux obstacles constitués par des parties de la chaîne où l'altitude s'abaisse jusqu'à 1100-1200 m:

- sur environ 20 km de distance entre le Manengouba et l'Ekomane,
- sur environ 30 km entre l'Ekomane et le Ndaamenguia.

Le franchissement de ces passages implique un abaissement de la limite inférieure de l'étage montagnard d'environ 600 m, ce qui équivaut à une diminution des températures moyennes annuelles de l'ordre de 3,5°C.

#### CAS DES ESPÈCES MONTAGNARDES DU MONT NKOGRAM

Le mont Nkogam est un petit édifice volcanique qui s'élève isolément sur le Plateau bamoun; il atteint 2263 m d'altitude.

Nous n'avons pu y trouver (peut-être en raison de l'extrême déboisement du massif) que deux espèces montagnardes: *Phrynobatrachus* sp. 2 et *Leptodactylodon perreti*.

A une dizaine de kilomètres au nord se dresse le massif du Mbam, plus étendu et un peu plus élevé (2335 m). Les orobiontes montagnards ont dû peupler le Nkogam à partir du Mbam, qui est lui-même en relation avec le grand massif d'Okou. Comme le Plateau bamoun, à peu près horizontal entre Mbam et Nkogam, se situe aux environs de 1150 m d'altitude, il faut supposer, pour que les espèces montagnardes puissent passer de l'un à l'autre, que la limite inférieure de l'étage s'est abaissée de 550 m, ce qui correspond à un abaissement des moyennes annuelles de température d'environ 3,5°C.

Les exemples précédents conduisent donc à supposer que, lors de périodes froides (et il s'agit ici sûrement de la dernière, comme nous le verrons plus loin), l'abaissement des températures moyennes annuelles a atteint 3,5 et même un peu plus de 4°C.

Il est d'ailleurs probable que cette estimation est en dessous de la réalité. En effet, la présence de quelques orophytes sur les sommets du massif de Yaoundé (ACHOUNDONG, 1985) et même de quelques *Podocarpus milanjianus* (= *P. latifolius* s.l.) relictuels<sup>9</sup> sur une colline proche d'Ebolowa, à 220 km au sud de Yaoundé (LETOUZEY, 1968) permet de penser que l'étage afro-submontagnard s'est étendu jusqu'au secteur de Yaoundé-Ebolowa.

Du peuplement submontagnard, le réchauffement subséquent n'a laissé subsister que quelques orophytes, les végétaux témoignant de capacités plus grandes que les animaux à survivre à des périodes climatiquement défavorables.

9. Seule Gymnosperme de la flore camerounaise, *Podocarpus milanjianus* (= *P. latifolius* s.l.) appartient à un genre plus diversifié en Afrique orientale et australe et trouvant au Cameroun sa limite ouest de répartition. Cet orophyte est représenté sur la plupart des massifs montagneux du Cameroun (sauf, apparemment, sur le Mont Cameroun) et atteint au nord les Monts de Poli. Le plus souvent disséminé en forêt submontagnarde ou montagnarde, il forme néanmoins des peuplements sur la Montagne de Ngorro et surtout sur le Mont Okou où les forêts de montagne, faute d'une protection adéquate, sont malheureusement en butte à une dévastation aussi rapide qu'irréversible. Pour plus de précisions sur *P. milanjianus*, voir LETOUZEY (1968, 1986).



D'autre part, il est possible que, durant la phase de réchauffement, les températures se soient élevées un peu au-dessus des moyennes actuelles: on constate en effet que, dans le massif de Yaoundé, *Werneria p. mertensiana* et *Wolterstorffina parvipalmata* ne se trouvent que sur les reliefs dépassant 1000 m (alors qu'ils peuvent vivre actuellement 150 à 200 m plus bas). Cette localisation peut s'expliquer par une remontée des limites inférieures de distribution telle que seuls les plus hauts sommets aient pu servir de refuges aux espèces paramontagnardes.

On ne peut interpréter les migrations et les disjonctions aréales des orobiontes sans tenir compte d'un autre facteur important, la végétation.

Pour la plupart des espèces paramontagnardes et submontagnardes, il nous paraît exclu que leur diffusion ait pu se produire sous une végétation autre que forestière. Certes, ces espèces peuvent se rencontrer en milieu "ouvert", dans des formations plus ou moins herbacées, mais ceci ne se produit que de façon très locale, à proximité de zones boisées.

L'existence de la forêt équatoriale, aussi bien planitiaire que submontagnarde, étant liée à une humidité atmosphérique élevée et à d'abondantes précipitations, il résulte de ce qui précède que la propagation des espèces orophiles (sauf peut-être les espèces montagnardes, susceptibles de peupler des secteurs largement déboisés) a dû se faire sous un climat à la fois plus froid et au moins aussi humide que le climat actuel.

Nous n'ignorons pas que cette conclusion est en désaccord avec les conceptions de paléoclimatologistes modernes (HAMILTON, 1982) qui ont montré que les périodes froides ont été plus sèches que la période actuelle, contrairement à ce que pensaient MOREAU (1966) et CARCASSON (1964). Nous nous contenterons de relever cette contradiction, non sans insister encore sur le fait que le peuplement des massifs isolés par les Anoures orophiles est, sauf pour quelques espèces, inconcevable sous un climat plus sec que l'actuel.

#### LES CAS DE VICARIANCE GÉOGRAPHIQUE DANS LA BATRACHOFAUNE SYLVICOLE PLANITIAIRE DU CAMEROUN

La batrachofaune sylvicole planitiaire comprend au Cameroun plusieurs couples de taxons affines, manifestement issus d'une même souche, et occupant des aires différentes, l'une occidentale, l'autre orientale ou sud-orientale.

Le degré de différenciation présenté par ces formes vicariantes, l'étendue des aires qu'elles occupent et la largeur des territoires qui les séparent sont très variables, comme on pourra en juger par les cas suivants.

##### *LEPTODACTYLODON ALBIVENTRIS BUEANUS* ET *L. A. ALBIVENTRIS* (fig. 2)

Décrits comme sous-espèces (AMIET, 1980) ces taxons mériteraient plutôt d'être considérés comme des espèces. Ils diffèrent modérément par leur livrée et leurs caractères sexuels secondaires, et fortement par leurs vocalisations.

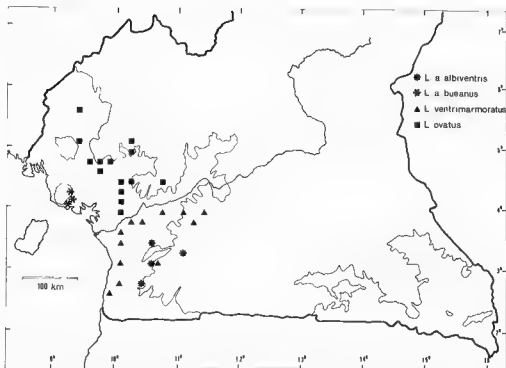


Fig. 2. Distribution de *Leptodactylodon a. albiventris*, *L. a. bueanus*, *L. ovatus* et *L. ventrimarmoratus*. Seuls les relevés personnels sont reportés sur cette carte, où ont été figurés le cours de la Sanaga et la courbe de niveau de 600 m.

Leurs aires de répartition sont actuellement séparées par environ 160 km à vol d'oiseau. Celle du premier comprend les basses pentes du versant est du Mont Cameroun et la colline de Bimbia, celle du second, un peu plus étendue, inclut la frange sud-ouest du Plateau sud-camerounais et les collines adjacentes.

#### *ASTYLOSTERNUS DIADEMATUS* ET *A. BATESI* (fig. 3)

*A. batesi* est répandu dans tout le Cameroun forestier au sud de la Sanaga, qu'il approche de très près, sans la franchir, dans la région d'Édéa; ce domaine englobe aussi bien le Plateau sud-camerounais que la Plaine littorale.

*A. diadematus* occupe une aire plus restreinte, contournant les pentes sud et ouest de la Dorsale camerounaise, depuis la région de Mamfe jusqu'à celle de Ngambé; sur le pourtour du Mont Cameroun, des populations quelque peu différentes représentent un avant-poste apparemment isolé de l'espèce.

Entre la Sanaga et la région de Ngambé s'étend une zone, large d'une cinquantaine de kilomètres, qui n'abrite pas d'*Astylosternus* de ce groupe.

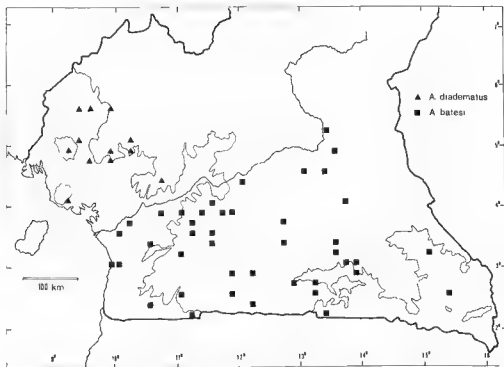


Fig. 3. Distribution de deux *Astylosternus* vicariants, *A. diadematus* et *A. batesi*. Seuls ont été reportés sur cette carte les relevés personnels, ainsi que le cours de la Sanaga et la courbe de niveau de 600 m.

*LEPTOTRYLON OVATUS* ET *L. VENTRIMARMORATUS* (fig. 2)

Dans le cas présent, c'est l'aire du taxon occidental qui semble la plus étendue: *L. ovatus* atteint en effet la région d'Edéa vers le sud-est, le reste de son domaine se superposant à peu près à celui d'*A. diadematus* (il manque toutefois sur les basses pentes du Mont Cameroun).

*L. ventrimarmoratus* est localisé sur le versant ouest du Plateau sud-camerounais et dans les régions avoisinantes de la Plaine littorale; il ne pénètre sur le Plateau que très localement, dans les secteurs accidentés et bien arrosés (massif de Yaoundé).

Les deux espèces atteignent pratiquement chacune la Sanaga à hauteur d'Edéa (20 km environ à vol d'oiseau entre leurs stations les plus rapprochées). Ce fleuve représente une frontière commune de distribution difficilement franchissable pour ces Amphibiens à habitat assez spécialisé.

*CARDIOGLOSSA NIGROMACULATA* ET *C. GRATIOSA* (fig. 4)

A première vue, ces deux espèces paraissent nettement différentes par leurs caractères chromatiques. En fait, elles sont peut-être plus proches l'une de l'autre que celles des couples précédents. Leurs vocalisations sont différentes.

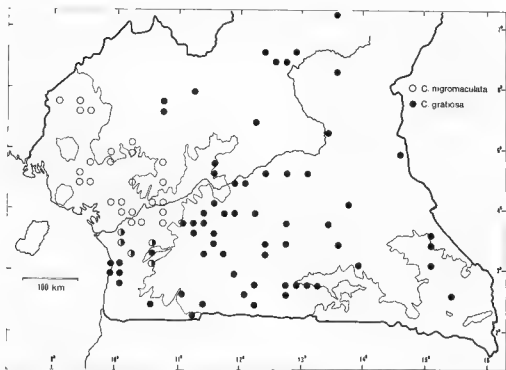


Fig. 4. Distribution de *Cardioglossa nigromaculata* et *C. gratioosa*. Seuls les relevés personnels ont été reportés sur la carte, où sont figurées aussi la Sanaga et la courbe de niveau de 600 m. Les populations à caractères mixtes ou intermédiaires sont symbolisées par des demi-cercles.

*C. nigromaculata* occupe toute la Plaine littorale depuis l'est du Nigéria jusqu'un peu au sud de la Sanaga; elle atteint la région de Mamfe vers le nord et celle de Ndikiniméki vers l'est.

*C. gratioosa* a une aire encore plus vaste, incluant non seulement tout le Plateau sud-camerounais mais aussi le Plateau de l'Adamaoua et le Plateau bamoun; son domaine comprend même une portion de la Plaine littorale dans la région de Kribi.

Nous ignorons quels sont les rapports spatiaux des deux espèces au nord de la Sanaga. En revanche, nous avons constaté qu'il y a, au sud de ce fleuve, une zone où les *Cardioglossa* de ce groupe présentent des caractères mixtes (y compris pour les vocalisations) tels qu'il est difficile de les rapporter à une espèce plutôt qu'à l'autre. Limitée vers l'est par les premières pentes du Plateau, cette zone s'étend entre le cours du Nyong et de la Kellé au nord et celui de la Lokoundjé au sud. Il est possible que dans ce territoire la superposition partielle des aires des deux espèces ait pour effet un taux élevé d'hybridation, peut-être favorisé par un isolement génétique incomplet. Quoi qu'il en soit, ce cas est différent des précédents, où les taxons vicariants étaient nettement séparés dans l'espace.

## CAS D'ARTHROLEPTIS VARIABILIS, PHRYNODON SANDERSONI ET PETROPEDETES NEWTONI

Chez ces trois espèces il n'est pas possible de déceler de différenciation morphologique ni de discontinuité dans la distribution entre les populations occidentales et orientales.

En revanche, il y a une nette différenciation portant sur les appels nuptiaux (structure de la "phrase" chez *A. variabilis*, nombre et durée des notes chez *Phrynodon sandersoni*, tonalité des notes chez *P. newtoni*). L'état actuel des recherches ne permet pas encore de préciser comment s'effectue, sur le terrain, le passage d'une "forme vocale" à l'autre. On doit relever cependant que dans le cas de *Phrynodon* et de *Petropedetes* les populations de la région de Kribi ont les mêmes vocalisations que celles du versant ouest ou du rebord du Plateau, ce qui laisse supposer que la limite — ou la zone de transition — entre les formes vocales prend en écharpe la Plaine littorale, comme dans le cas de *C. nigromaculata* et *C. gratiosa*.

L'origine des couples de taxons vicariants ne peut être attribuée qu'à une ancienne discontinuité du massif forestier camerounais, résultant elle-même d'une régression de la forêt équatoriale planitiaire sous l'action d'une aridification du climat (AMIET, 1975, 1980). Le fait que les zones de transition ou les limites de distribution des formes vicariantes se trouvent dans la partie centrale du croissant de forêt atlantique qui borde le Golfe de Guinée laisse supposer qu'un hiatus important du massif forestier a dû se situer à ce niveau<sup>10</sup>.

Ce morcellement a déterminé un processus classique d'évolution allopatrique, au cours duquel les espèces-souches sont allées plus ou moins loin sur la voie de l'isolement génétique et de la spéciation.

Il est possible que l'extension des formations herbacées, au cours de cette phase aride, ait été telle que la forêt équatoriale se soit trouvée reléguée dans quelques "sanctuaires"<sup>11</sup>. Il serait "logique de situer ces refuges dans des secteurs qui, de nos jours, bénéficient d'un surplus de précipitations et de nébulosité en raison de leur relief, de leur proximité de la mer et de leur exposition directe aux vents de mousson: même sous un climat plus sec que le climat actuel, de telles régions ont dû en effet être privilégiées par rapport aux territoires environnants et conserver une couverture forestière" (AMIET, 1980).

10. Comme nous l'avons déjà signalé (AMIET, 1975, 1977) la basse vallée de la Sanaga a dû constituer, pour les formations herbacées, une voie privilégiée de pénétration vers la côte lors de phases climatiques arides. Il est d'ailleurs frappant de constater que, encore à l'heure actuelle, la végétation acquiert des Sakbayémé (à une centaine de kilomètres de la côte) un cachet mésophile prononcé, contrastant avec celui, très ombrophile, de la forêt atlantique voisine. Une quarantaine de kilomètres plus en amont, au niveau du confluent Mbam-Sanaga, vers 300-350 m d'altitude, s'étend une région fortement savanisée où LETOUZEY a découvert un arbre, *Zanthoxylum zanthoxyloides*, d'affinité soudanienne ou même soudano-sahélienne (LETOUZEY, 1986). Ces savanes du confluent Mbam-Sanaga représentent une avancée extrême des formations herbacées en direction de la mer (distante de 140 km à vol d'oiseau) et pourraient à ce titre être comparées à celles du "V baoulé" en Côte d'Ivoire.

11. De petites savanes à Rônier, complètement isolées en forêt au pied du Mont Cameroun (région de Bai), représentent peut-être des témoins ultimes d'une phase d'extension maximale des savanes dans la plaine littorale. Cette hypothèse se heurte cependant à une difficulté: la phase froide et humide au cours de laquelle se sont produits les échanges faunistiques entre le Mont Cameroun et le reste de la Dorsale est apparemment postérieure à la mise en place de ces savanes et il est vraiment difficile d'imaginer que le palmier Rônier — qui ne s'élève pas en montagne — ait pu résister à une longue phase de climat froid. Pour l'instant, ces savanes de la région de Bai gardent leur mystère.

Au moins pour les espèces recherchant les régions accidentées (*Leptodactylodon*, *Astylosternus*), deux secteurs ont pu jouer ce rôle de refuges:

1) le versant occidental du Plateau sud-camerounais, et plus particulièrement la ligne de reliefs assez importants qui le double au sud du Nyong (chaîne de Ngovayang et collines la prolongeant vers le sud);

2) le glacis du Plateau bamiléké au fond du bassin de Yabassi ainsi que les versants sud et ouest des reliefs avancés de la Dorsale camerounaise (Monts Rumpi, Koupé, Manengouba, Nlonako...) (AMIET, 1980).

Ceci, remarquons-le, implique que la phase sèche incriminée ait été aussi une phase chaude. En effet, sous un climat sec et froid, les refuges évoqués précédemment auraient été colonisés par des formations montagnardes, descendues sur les pentes en raison du refroidissement et ne laissant de ce fait que peu ou pas de place à la forêt "chaude" de type plannitaire.

Il semble que, durant la phase de régression forestière, ce soient les Anoures les plus spécialisés (*Astylosternus* et, surtout, *Leptodactylodon*) qui aient donné le plus de prise à la spéciation, alors que les plus euryéciques ne se différenciaient que modérément ou, plus souvent, pas du tout. Lorsque la forêt s'est de nouveau étendue, ce sont aussi les premiers qui ont eu le plus de difficulté à suivre sa progression, leurs populations manifestant une inertie telle qu'elles n'ont pas été capables d'occuper tout l'espace disponible (cas d'*Astylosternus diadematus* et des deux sous-espèces de *Leptodactylodon albiventris*).

## CONCLUSION

L'analyse des aires disjointes et des phénomènes de vicariance géographique montrés par certains Anoures camerounais, en relation avec ce que l'on sait de leur écologie<sup>12</sup>, conduit aux conclusions suivantes:

(1) La distribution actuelle des orobiontes et des espèces paramontagnardes implique un abaissement des températures moyennes de l'ordre de 3,5 à 4,5°C et l'existence d'une couverture forestière dense, donc des précipitations au moins aussi abondantes qu'actuellement.

(2) Les phénomènes de vicariance géographique reconnaissables chez certains Anoures sylvoles plannitaires impliquent une rupture du manteau forestier équatorial qui n'a pu se produire que sous un climat plus sec et au moins aussi chaud que le climat actuel.

12 Il est en effet nécessaire, pour que ces extrapolations soient significatives, que les isolats d'une même espèce (orobiontes) ou les formes vicariantes (espèces sylvoles plannitaires) aient actuellement la même écologie, ce qui est effectivement le cas pour les Anoures étudiés plus haut. En effet, une évolution allopatrique dans des aires différant par leurs conditions climatiques peut conduire à des taxons qui se distinguent non seulement sur le plan morphologique et vocal, mais aussi écologique. C'est peut-être un tel processus qui est à l'origine des espèces vicariantes altitudinales, apparemment issues d'une même souche, actuellement sympatriques, mais occupant des zones de distribution verticale plus ou moins décalées. Nous avons déjà eu l'occasion (AMIET, 1975, 1977, 1980) de citer plusieurs cas semblables: *Astylosternus montanus* / *A. diadematus* + *batesi*, *A. rheophilus* / *A. vanoides*, *Leptodactylodon Boulengeri* / *L. ovatus* + *ventrimarmoratus*, *L. axillaris* / *L. perreti*, *Werneria bambusenensis* / *W. preussi* + *tandyi*, *Cardsoglossa* du groupe de *pulchra*, etc.

MALEY (1987) a récemment brossé un panorama des changements survenus dans la végétation de l'Afrique centrale et occidentale au cours du Quaternaire récent. Sa synthèse, remarquablement documentée, s'appuie aussi bien sur les données palynologiques (en particulier celles, toutes récentes, obtenues au Cameroun) que sur les travaux biogéographiques consacrés à divers groupes de végétaux et d'animaux et envisage même les facteurs qui ont pu contribuer aux modifications des conditions climatiques (principalement les upwellings, remontées d'eaux marines froides se répercutant sur le continent voisin par une diminution des températures et des précipitations).

A elle seule, l'étude de la distribution des Anoures du Cameroun ne permet évidemment pas d'aller aussi loin dans la reconstitution du passé climatique de ce territoire. Les conclusions auxquelles elle vient de nous conduire s'inscrivent néanmoins de façon généralement satisfaisante dans l'interprétation globale de MALEY (1987).

L'abaissement des températures moyennes que nous déduisons de la distribution des orobiontes (3,5-4,5°C) est inférieur à celui que propose MALEY (environ 6°C) mais notre méthode ne permet de définir que l'abaissement *minimal* nécessaire et suffisant pour permettre le passage d'un massif à l'autre. Il est certain que si cet abaissement a été en réalité plus important, les déplacements des orobiontes n'en ont été que plus faciles.

L'absence de différenciation — même vocale — que l'on constate chez les isolats d'Anoures orophiles permet de penser que leur phase d'extension à basse altitude été relativement récente. Elle a dû coïncider avec la phase froide de -25.000 à -15.000 B.P. mise en évidence, au Cameroun même, par l'étude palynologique des sédiments du Lac Barombi Mbo (MALEY, 1987).

En revanche, l'existence de plusieurs cas de différenciation et de vicariance décelables chez les Anoures sylvoles planitiaires témoigne en faveur d'une plus grande ancienneté du phénomène de disjonction aréale, ayant permis une longue évolution indépendante des isolats qui s'étaient alors formés<sup>13</sup>.

## REMERCIEMENTS

MM. R. LETOUZEY et J. MALEY ont eu l'amabilité de relire et critiquer les versions successives de ce travail, qui doit beaucoup à l'expérience phytogéographique du premier et aux connaissances paléoclimatologiques du second: qu'ils soient assurés de ma gratitude pour leur amicale collaboration.

## RÉSUMÉ

Les discontinuités actuelles dans les aires de distribution de nombreux Amphibiens Anoures orophiles du Cameroun sont dues au réchauffement climatique qui a suivi la der-

13. La batrachofaune planitiaire comprend des espèces endémiques très caractérisées, telles que *Conraua robusta*, *Petropedetes camerounensis*, *Asiystosternus laurenti* et *fallax*, ou encore *Petropedetes palmipes*, dont l'origine pourrait remonter à une phase de régression forestière plus ancienne que celle que nous venons d'évoquer. Toutefois, nous n'observons pas ici de phénomène de vicariance mais, comme nous l'avons déjà suggéré, "il est assez compréhensible que plus l'on remonte dans le temps, plus on risque de perdre la trace d'un des taxons vicariants, soit parce que ses affinités réelles sont devenues difficiles à déceler, soit parce que les vicissitudes paléoclimatiques et paléogéographiques ont entraîné sa disparition" (AMIET, 1980).

nière phase froide du Quaternaire. Durant cette phase froide, les limites des étages se sont abaissées et des communications entre massifs montagneux plus ou moins éloignés ont été possibles. En tenant compte à la fois des exigences climatiques des orobiontes et de la topographie du territoire camerounais, il est possible d'estimer à 3,5-4,5°C l'abaissement des températures moyennes annuelles au cours de la dernière phase froide.

D'autre part, les cas de vicariance décelables chez divers Anoures sylvicoles planitaires témoignent d'une discontinuité ancienne de la forêt dense tropicale humide, due à une phase climatique sèche et chaude antérieure à la phase froide.

### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ACHOUNDONG, 1985. – *Etude écologique et floristique de la végétation des collines de Yaoundé au-dessus de 1000 m.* Université de Yaoundé, Thèse: 1-301.
- AMIET, J.-L., 1963. – *Recherches sur le peuplement entomologique de l'étage montagnard guinéo-équatorial du Mont Numba (Guané).* Lille, Thèse: 1-187, 10 pl. h. t.
- 1967. – Les groupements de Coléoptères terricoles de la haute vallée de la Vésubie (Alpes-Maritimes). *Mém. Mus. nat. Hist. Nat.*, (n.s.), 46 : 125-214, 8 pl. h. t.
- 1970. – Les Batraciens orophiles du Cameroun. *Ann. Fac. Sc. Cameroun*, 5 : 83-102.
- 1972. – Description de cinq nouvelles espèces camerounaises de *Cardioglossa*. *Biologia Gabonica*, 8 : 201-231.
- 1975. – Ecologie et distribution des Amphibiens Anoures de la région de Nkongsamba (Cameroun). *Ann. Fac. Sc. Yaoundé*, 20 : 33-107.
- 1977. – Les *Astylosternus* du Cameroun (Amphibia Anura, Astylosterninae). *Ann. Fac. Sc. Yaoundé*, 23/24 : 99-228.
- 1980. – Révision du genre *Leptodactylodon* (Amphibia Anura, Astylosterninae). *Ann. Fac. Sc. Yaoundé*, 27 : 69-224.
- 1983 a. – Une espèce méconnue de *Petropedetes* du Cameroun: *P. parkeri* n. sp. (Amphibia Anura: Ranidae, Phrynobatrachinae). *Rev. suisse Zool.*, 90 : 457-468.
- 1983 b. – Un essai de cartographie des Anoures du Cameroun. *Alytes*, 2 : 124-146.
- AMIET, J.-L. & PERRET, J.-L., 1969. – Contribution à la faune de la région de Yaoundé (Cameroun). II. Amphibiens Anoures. *Ann. Fac. Sc. Cameroun*, 3 : 117-137.
- CARCASSON, R. H., 1964. – A preliminary survey of the zoogeography of African butterflies. *E. Afr. Wildl. J.*, 2 : 122-157.
- CORNACCHIA, M. & DARS, R., 1983. – Un trait structural majeur du continent africain. Les linéaments centrafricains du Cameroun au Golfe d'Aden. *Bull. Soc. géol. France*, (7), 25 : 101-109.
- GOUIER, J., NOUGIER, J. & NOUGIER, D., 1974. – Contribution à l'étude volcanologique du Cameroun ("Ligne du Cameroun", Adamaoua). *Ann. Fac. Sc. Cameroun*, 17 : 3-48.
- HAMILTON, A. C., 1982. – *Environmental History of East Africa* London & New-York, Academic Press: 1-328.
- LETOUZEY, R., 1968. – *Etude phytogéographique du Cameroun*. Paris, Lechevalier, Encyclopédie Biologique, 69 : 1-508.
- 1986. – *Notice de la carte phytogéographique du Cameroun au 1 : 500.000 (1985)*. Toulouse, Institut de la Carte internationale de la Végétation: 1-240.
- MALEY, J., 1985. – *Histoire des variations climatiques et de la végétation du Cameroun au Quaternaire récent*. ORSTOM, rapport nov. 1985: 1-5.
- 1987. – Fragmentation de la forêt dense humide africaine et extension des biotopes montagnards au Quaternaire récent: nouvelles données polliniques et chronologiques. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. *Palaeoecology of Africa*, 18 : 307-334.
- MALEY, J. & BRENAC, P., 1985. – *Analyses polliniques préliminaires du Quaternaire récent de l'Ouest Cameroun*. Symposium "Palynologie et Milieux tropicaux", Montpellier, oct. 1985.
- MERTENS, R., 1938. – Herpetologische Ergebnisse einer Reise nach Kamerun. *Abh. Senckenb. naturf. Ges.*, 442 : 1-52.



- 1939. — Über das Hohenvorkommen der Froschlurche am Grossen Kamerun-Berge. *Abh. Ber. Mus. Naturk. Magdeburg*, 7 : 121–128.
- MOREAU, R. E., 1966. — *The Bird Faunas of Africa and its Islands*. London & New-York, Academic Press: 1–424.
- OZENDA, P., 1985. — *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Paris, Masson. 1–344, 1 carte h. t.
- SUCHEL, J. B., 1972. — *La répartition des pluies et les régimes pluviométriques du Cameroun*. Travaux et Documents de Géographie Tropicale, n° 5, CEGET-CNRS: 1–287.
- THOMAS, D., 1985. — *Montane forests of Cameroon*. Rapport, avril 1985.